

péricline anguleux et pubescent. De là l'exclusion de l'*A. Mutellina* au profit de l'*A. oligantha*; de là, en d'autres termes, la confusion taxinomique de l'une avec l'autre. Il était bien temps de réparer une telle inexactitude, de remettre l'*A. Mutellina* Vill. à son poste d'honneur, et de ne lui adjoindre l'*A. oligantha* qu'à titre de variété.

M. Costantin fait à la Société la communication suivante :

INFLUENCE DU MILIEU AQUATIQUE SUR LES STOMATES,
par **M. COSTANTIN.**

A la suite d'une communication que je fis au commencement de l'année sur la structure de l'épiderme des végétaux aquatiques, quelques observations furent faites, principalement par M. Mer, qui semblaient devoir restreindre la portée des expériences que je signalais. Ces expériences avaient été faites par différents botanistes travaillant indépendamment les uns des autres; aussi pouvait-on penser que peut-être leur ensemble ne levait pas les contradictions que les anciens observateurs avaient autrefois signalées entre les faits et la théorie de la disparition des stomates par la submersion.

Avant d'aborder l'exposé des faits nouveaux que j'ai pu observer sur cette question, il me semble indispensable d'examiner sur quels fondements reposent les théories nouvelles de la formation des stomates exposées par M. Mer.

I. PARTIE CRITIQUE. — M. Mer s'est prononcé d'une manière assez claire sur le sujet actuel en disant que les stomates « sont en général doués d'une remarquable résistance au milieu ». Il faut donc s'adresser à d'autres causes pour trouver l'explication de l'apparition ou de la disparition de ces organites. M. Mer pense avoir trouvé ces causes, en laissant de côté l'hérédité, dans la variation de l'intensité lumineuse et dans la variation de la nutrition. Les faits qu'il cite pour justifier l'influence de ces deux causes sont-ils convaincants?

1° *Influence de l'intensité lumineuse.* — Quand on cherche dans les mémoires de l'auteur sur combien de faits il s'appuie pour prouver l'influence de l'ombre ou de la lumière directe sur la répartition des stomates, on en trouve trois (1). Deux d'entre eux [*Syringa* (2) et *Myriophyllum*] (3)

(1) Je ne parle pas de l'expérience sur le Haricot poussé à l'obscurité complète, car c'est une autre question, la chlorophylle n'existant plus dans ce cas; quant à l'expérience du *Ranunculus aquatilis* (voyez le Bulletin, 1880, p. 50), elle n'a pas été faite de manière à permettre la comparaison.

(2) *Bull. Soc. bot. de Fr.*, t. XXX (1883), séances, p. 120.

(3) *Ibid.* t. XXVII (1880), p. 53.

conduisent à penser que le nombre des stomates augmente au soleil ; la troisième (*Charme*) (1) n'a pas donné de résultat.

Je ferai d'abord remarquer combien il est aventureux de conclure sur une question plus délicate encore que celle de l'influence de l'eau ou de l'air, où tant d'actions contraires peuvent entrer en jeu, en s'appuyant sur un si petit nombre de faits ; cette recherche demande beaucoup de soin et devra faire l'objet d'études spéciales et approfondies. M. Lewakoffski (2), qui a fait des recherches beaucoup plus complètes sur la question actuelle, n'est arrivé qu'à des résultats peu décisifs.

Ce qui pourrait faire penser que M. Mer s'est peut-être trop hâté de conclure de ce qu'il avait observé sur les deux plantes précédentes, c'est que la structure générale des feuilles aériennes semble contredire ce résultat. On sait que, les feuilles aériennes ont en général peu ou pas de stomates sur la face supérieure, qui est l'épiderme éclairé, et beaucoup sur la face inférieure, qui est l'épiderme peu éclairé. Ce résultat est d'autant plus singulier, que dans l'expérience sur le *Syringa*, la lumière a bien agi sur la face supérieure pour y augmenter le nombre des stomates ; on sait d'ailleurs, en outre, par les recherches de Stahl, Johow, etc., que le même agent lumineux a une grande influence sur les tissus internes de la feuille, en particulier sur le tissu en palissade.

2° *Influence de la nutrition*. — M. Mer a eu vraisemblablement le sentiment de cette difficulté, quoiqu'il n'ait pas cité cette contradiction, car il a essayé d'expliquer à l'aide d'une autre cause la structure des feuilles aériennes. Selon l'auteur, c'est la nutrition qui rend compte de tout. Malheureusement le mot *nutrition* est très vague, et ce qui le prouve, c'est que l'auteur l'emploie dans deux sens très différents. Tantôt il entend par matières nutritives celles qui sont extraites du sol, tantôt celles qui proviennent de l'action chlorophyllienne (3).

Afin de prouver qu'une variation de nutrition par le changement de sol a une influence sur la répartition des stomates, M. Mer cite un seul fait dont il croit pouvoir tirer une conclusion. Il a observé deux Littorelles sur le bord du lac de Longemer, à un endroit où la berge est souvent découverte, l'une poussant dans le limon, l'autre dans le sable ; cette dernière possède des stomates, tandis que la première n'en offre pas (4). Est-ce bien au changement de sol qu'il faut attribuer cette différence dans l'épiderme ? C'est là une affirmation qui semble bien hasardée, quand on a l'idée de la difficulté de ce genre de recherches. Il est à remarquer, en outre, que dans le cas actuel de la Littorelle, le sable est un sol stérile où la nutri-

(1) *Bull. Soc. bot.* 1883, p. 126.

(2) *Mém. de l'Acad. de Kazan*, 1879.

(3) *Bulletin Soc. bot.* 1880, p. 194.

(4) *Ibid.* 1880, p. 191, et 1883, p. 121.

tion est ralentie, et c'est ce ralentissement qui provoque la formation des stomates : cette cause agit sur les rameaux (1) poussant à l'air ou dans l'eau.

Il n'en est pas toujours ainsi, d'après le même auteur ; très souvent, au contraire, c'est lorsqu'il y a accumulation de matières nutritives que ces appareils se forment. C'est ainsi que l'auteur explique la formation de ces organites sur la face inférieure des feuilles aériennes : « parce » qu'elle renferme des *matières nutritives en excès* qui, s'accumulant » sur divers points, y provoquent la multiplication des cellules ; de là des » stomates » (2). On pourrait croire alors que l'épiderme supérieur, qui est « *mieux nourri* par suite de son voisinage avec le parenchyme palissadiforme » (3), va produire des stomates ; il n'en est rien : « les » matières nutritives qui lui arrivent sont toutes employées ; aussi n'en » reste-t-il point à l'état de dépôt » (4). Les hypothèses de l'auteur, n'ayant plus ici le caractère des suppositions scientifiques, ne peuvent pas être discutées.

En somme, la question de l'influence de l'intensité lumineuse exige des recherches complémentaires, afin de lever les contradictions qui existent entre les deux expériences citées et la structure des feuilles aériennes ; quant au problème très complexe et très difficile de la nutrition, il demandera, pour être résolu, de très patientes études. C'est à M. Mer que reviendra l'honneur d'avoir fait les premiers pas dans ces deux voies.

M. Mer a fait plus encore, il a enregistré des faits qui plaident en faveur de l'influence du milieu, mais sans en faire ressortir nettement l'importance ; c'est ce que l'on constate quand on examine attentivement l'ensemble de ses nombreux mémoires, surtout les plus anciens, qui contiennent plus de faits et moins de théories. Si la Littorelle pousse à de grandes profondeurs, elle n'a pas de stomates ; si elle pousse à l'air, elle en a beaucoup ; enfin, quand elle végète dans des régions découvertes une partie de l'année, elle offre un petit nombre de stomates. Toujours l'auteur constate, chez les *Callitriche*, *Myriophyllum*, etc., qu'à l'air la plante prend ce qu'il appelle des « caractères aériens », c'est-à-dire que les stomates apparaissent ou deviennent plus nombreux. Par contre, chez « les individus voisins du rivage, l'organisation oscille autour d'un type intermédiaire. Les caractères aériens tendent à disparaître à mesure qu'augmente l'éloignement de la rive. »

Malgré cela, M. Mer n'a pas donné de preuves nettes de l'influence immédiate du milieu, c'est ce que je vais faire maintenant.

(1) *Bull. Soc. bot.* 1880, p. 194, et 1883, p. 121.

(2) *Ibid.* t. XXX (1883), p. 121.

(3) *Ibid.* 1883, p. 114.

(4) *Ibid.* 1883, p. 122.

II. EXPOSÉ DES RÉSULTATS. — Je ne puis exposer ici, dans une courte note, tous les résultats de mes recherches ; je vais simplement choisir trois exemples nets prouvant l'action immédiate du changement de milieu sur les feuilles de trois espèces, chacune d'elles offrant un mode différent de transformation.

1° *Hippuris vulgaris*. — Chez l'*Hippuris vulgaris*, l'aspect extérieur seul indique que c'est bien le changement de milieu qui produit le changement de structure. Quand cette plante est submergée entièrement, elle offre un port spécial, les feuilles sont extrêmement longues, minces, flexueuses. Dès que la tige sort de l'eau, et à ce moment (car plus tard la tige, lourde, fait rentrer dans l'eau quelques feuilles aériennes), le changement est aussi brusque que complet ; ces feuilles nouvelles sont courtes, charnues et épaisses. Pendant que cette tige arrive à l'air, d'autres tiges restent sous l'eau ; elles gardent entièrement le premier aspect. La variation de structure de ces feuilles est également brusque et correspond au changement de milieu et d'aspect. En particulier, les variations de l'épiderme sont très appréciables ; tandis que cette membrane est constituée, dans les feuilles aériennes, par des cellules courtes régulières, avec de très nombreux stomates, elle n'offre plus ces derniers appareils dans les feuilles aquatiques, et les cellules sont extrêmement allongées, étroites et minces.

Une autre expérience confirme ces premiers résultats prouvant l'influence du milieu. J'ai cherché à savoir si la plante perdait rapidement ses caractères aériens ; je me suis procuré des échantillons ayant poussé presque complètement à l'air, ils y avaient fleuri et même fructifié. La plante et la terre où le rhizome s'était développé furent placés au fond d'un bassin de 60 centim. Après un séjour de trois semaines à un mois dans ce nouveau milieu, l'aspect de la plante est tout à fait changé. Les feuilles nouvelles qui se sont développées au sommet de la tige sont minces, longues et rubanées, et sans stomates. Il est vrai que les feuilles du bas de la tige ont gardé leur aspect aérien ; elles sont courtes et épaisses : cela prouve qu'elles avaient terminé leur évolution quand elles furent immergées. Cet exemple montre donc d'une manière frappante que les feuilles développées à l'air se modifient quand elles achèvent leur croissance sous l'eau.

En somme, les bourgeons submergés ont les caractères aquatiques ; si l'extrémité de la tige arrive à l'air, les caractères aériens apparaissent ; si la tige aérienne est à son tour plongée sous l'eau, l'aspect et la structure des parties submergées sont tout de suite reconnaissables.

2° *Polygonum amphibium*. — J'ai obtenu une preuve aussi nette de l'action du milieu sur les stomates à l'aide d'une expérience très simple faite sur le *Polygonum amphibium*. A la fin de février, je récoltai cette plante et je partageai le rhizome d'un même individu en deux parties ;

ces deux pieds ainsi obtenus furent placés dans deux pots différents, contenant la même terre. L'un des pots fut plongé dans l'eau, l'autre resta à l'air. Toutes les conditions de développement sont donc les mêmes, l'individu, la durée, le sol, sont identiques; il n'y a qu'une différence entre les deux pieds, l'un est dans l'eau, l'autre à l'air.

Or les feuilles nageantes du pied aquatique n'avaient pas de stomates à la face inférieure. Les feuilles aériennes du second pied, qui a crû au sec, en ont au contraire en très grand nombre sur cette face. Cette expérience me paraît donc décisive pour prouver l'influence du milieu sur la répartition des stomates.

J'ai cru devoir répéter cette expérience, qui avait été faite par M. Haberlandt (1), parce que M. Mer avait cru pouvoir en tirer juste l'inverse de ma conclusion. Le botaniste allemand avait transporté un pied aérien de cette plante dans l'eau. M. Mer avait conclu que le résultat du transport dans l'eau était un argument en faveur de l'action héréditaire. Cette objection ne peut plus subsister, l'expérience ayant été faite dans les conditions que je viens d'indiquer. Les deux pieds mis en expérience proviennent d'un même individu; si celui qui est à l'air avait été mis dans l'eau, il aurait pris les caractères du pied aquatique. On n'a donc pas plus de raison de parler de l'hérédité pour le pied aquatique que pour le pied aérien. Il faudrait dire *hérédité aérienne* et *hérédité aquatique*; mais le rapprochement de ces mots est impossible, puisque *hérédité* c'est ce qui reste en dehors de l'action des agents extérieurs. L'interprétation de M. Mer doit donc disparaître.

3° *Stratiotes aloides*. — Si, dans l'exemple précédent, l'action du milieu se manifeste clairement sur deux pieds pris sur un même individu, chez le *Stratiotes aloides* le même résultat se constate nettement sur une même feuille.

J'ai pu étudier cette espèce poussant dans un petit bassin du Muséum. Or, parmi les feuilles externes de cette plante, quelques-unes ne sont pas sorties de l'eau; on peut voir à leur aspect extérieur que leur structure doit être en rapport avec le milieu aquatique, elles sont transparentes et n'ont pas de stomates. Dès que quelques-unes d'entre elles sortent de l'eau, on voit leur transparence disparaître à l'extrémité émergée, la coloration y est d'un vert plus foncé, et les stomates y apparaissent, tandis qu'ils manquent sur l'extrémité submergée de la feuille voisine.

Cette observation est très intéressante, car elle permet de comprendre pourquoi on n'a pas le droit de conclure à la disparition d'une membrane quand ses caractères anatomiques manquent. Cette objection a été faite dernièrement à une soutenance de thèse (2) à propos de l'endoderme; de

(1) *Botan. Zeitung*, 1870.

(2) Objection faite par M. Paul Bert à la thèse de M. Morot.

ce que les plissements de l'endoderme ne sont plus visibles on n'a pas le droit de conclure à la disparition de la membrane endodermique. De même ici on ne peut pas dire que si les caractères de l'épiderme disparaissent, il n'y a plus d'épiderme. Il faudrait admettre, dans l'exemple présent, que l'épiderme existe sur un dixième de la surface de la feuille peu émergée du *Stratiotes* et manque sur les neuf dixièmes submergés.

Dans la feuille précédente, la pointe seulement sort de l'eau ; lorsque la moitié de la feuille est émergée, la moitié aérienne est couverte de stomates, et la chlorophylle, abondante dans la région submergée, tend à y disparaître. Je me suis bien assuré, dans ce cas, que le changement de structure correspondait bien au changement de milieu (1). Ce n'est donc pas à la variation de l'influence de l'intensité lumineuse qu'on peut attribuer la modification si brusque de structure de l'épiderme.

J'ai pu obtenir des résultats aussi nets sur le *Ranunculus aquatilis*, la Sagittaire, les *Scirpus lacustris*, *Potamogeton natans*, *Marsilia*, *Myriophyllum*, etc.

Je crois donc pouvoir conclure que *le milieu a une très grande influence sur la répartition des stomates.*

M. Franchet fait à la Société la communication suivante :

LES PRIMULA DU YUN-NAN, par **M. A. FRANCHET.**

Parmi les genres les mieux représentés dans la flore des montagnes du Yun-nan, il faut compter le genre *Primula*, dont M. l'abbé Delavay vient d'envoyer au Muséum 20 espèces, presque toutes récoltées autour du lac de Tali. Cette richesse de formes accumulées sur un même point, et qui ne constitue sans doute qu'une part de ce qu'on trouvera plus tard, surprendra plus encore, quand je dirai que, parmi ces 20 espèces, 16 sont absolument inconnues ; trois de celles déjà décrites appartiennent à la flore de l'Himalaya, et la quatrième peut être considérée, provisoirement, comme une variété remarquable du *P. auriculata* Link.

La plupart des nouveaux *Primula* des hautes montagnes du Yun-nan sont singulièrement remarquables par la beauté de leurs fleurs, qui surpassent même, par l'éclat de leur coloris, toutes les espèces de l'Himalaya. Leurs formes générales n'appellent pas moins l'attention : c'est ainsi que l'un d'eux a ses fleurs écartées, disposées en épi lâche, subunilatéral, montrant ainsi, sous sa forme la plus typique, l'inflorescence des *Primula*.

(1) On trouve quelques stomates très rares à un centimètre au-dessous du niveau de l'eau, mais l'évaporation de l'eau du bassin peut faire varier le niveau dans ces limites.